Stapfia	55	459-468	11. September 1998

Präsoziale Verhaltensweisen bei Pflanzenwespen (Hymenoptera: Symphyta)

Hubert PSCHORN-WALCHER

Abstract: Presocial behaviour in sawflies occurs in 6 out of the 14 known Symphytan families (i.e. Argidae, Pergidae, Diprionidae, Tenthredinidae, especially Nematinae, Pamphiliidae and Megalodontidae). It is largely restricted to the occurrence of conspicuous larval aggregations which form from eggs deposited in discrete clusters. Most feeding colonies persist during the entire larval period. A few exotic species of Argidae and Pergidae aggregate also when preparing to pupate, spinning a communal cover for their collective cocoons.
Females of some neotropical Argids and Australian Pergids, of *Cephalcia isshikii* in Japan, as well as of the alpine Nematine species, *Pikonema itoi*, exhibit subsocial parental care by staying with the egg clusters until they hatch. They straddle the eggs and display a variety of defensive behaviours. In some cases they even protect the young larvae, and guide them when changing the leaves.
The potential advantages of group living in sawflies (thermoregulatory benefits improving development; social facilitation; spreading of risks of predation; amplification of defense reactions) and its possible disadvantages (easier transmission of disease; increased conspicuousness) are discussed, based upon own data and a review of the literature.

Key words: presocial behavior, aggregations, brood care, sawflies, Symphyta.

Einleitung

Ein hochentwickeltes Sozialverhalten, wie wir es von den sogenannten eusozialen Insekten kennen, ist an drei Voraussetzungen gebunden: (1) an ein Überlappen der Generationen, wodurch ein längerfristiges Zusammenleben der Weibchen mit ihren Kindern und Enkeln (in einem gemeinsamen Nest) möglich wird; (2) an die nachfolgende Herausbildung einer kooperativen Brutpflege, bei der die langlebigen Weibchen die Eiablage übernehmen, während sich ihre Nachkommen der Pflege und Aufzucht ihrer Geschwister und der Verteidigung und Vergrößerung des Nests widmen; und schließlich (3) - im Gefolge dieser Arbeitsteilung - an das Entstehen steriler Kasten (Arbeiterinnen, Soldaten), welche altruistisch auf ihre eigene Fortpflanzung verzichten und sich voll in den Dienst des Staates stellen.

Zu diesen eusozialen Insekten zählen vor allem die Termiten sowie die staatenbildenden Hymenopteren (alle Ameisen, viele Bienen und Wespen). Bei den anderen aculeaten Hymenopteren - beispielsweise bei Eumeniden oder verschiedenen Apoidea-Familien - finden sich aber unterschiedlich weit entwickelte Vorstufen eusozialen Verhaltens, wobei nur höchstens ein oder zwei der genannten Charakteristika sozialer Insekten ausgeprägt sind. In Anlehnung an WILSON (1971) und EICKWORT (1981) werden solche auf frühen Stadien der Soziogenese stehengebliebene Arten als präsozial bezeichnet. Hierzu zählen auch schon Arten, deren Angehörige sich zu Aggregationen zusammenfinden sowie solche, die neben einer einfachen Brutvorsorge eine Brutfürsorge oder Brutpflege betreiben, also Verhaltenselemente aufweisen, die an der Basis zur sozialen Entwicklung stehen.

Solche erste Vorstufen präsozialen Verhaltens finden sich nicht nur bei den höheren aculeaten Hymenopteren, sondern auch - was weniger bekannt ist - bereits bei verschiedenen Gruppen

der primitiven Unterordnung der Pflanzenwespen (Symphyta), die vor allem von den Blattwespen dominiert wird. Hierauf soll im Folgenden näher eingegangen werden.

Vorbedingungen zum Leben in der Gemeinschaft

Soziales Leben setzt Geselligkeit voraus, d.h. das Zusammenbleiben und Zusammenleben mit anderen Artgenossen in einem Verband (Aggregation). Bei präsozialen Pflanzenwespen sind nur zwei Typen solcher Zweckgemeinschaften bekannt:

(1) Geschwisterverbände, bei denen die aus einem Eigelege stammenden Larven über längere Zeit zusammenbleiben, die Gründerweibchen sich aber nicht um ihre Nachkommenschaft kümmern und meist bald nach der Eiablage absterben. Voraussetzung sind also in der Regel konzentrierte Eigelege, wobei die Larven nach dem Schlüpfen gemeinsam in Kolonien fressen und unter Umständen auch noch im Puppenstadium durch die Bildung von Gemeinschaftskokons aggregiert bleiben können.

(2) Familienverbände, bei denen das Weibchen nach der Eiablage beim Gelege oder sogar noch bei den Junglarven verbleibt. Hier liegt eine echte Brutfürsorge vor, bei der das Weibchen seine Nachkommen bewacht und verteidigt. Voraussetzung ist wiederum eine zeitlich und räumlich konzentrierte, meist auf ein einziges Gelege beschränkte Eiablage, sowie zusätzlich eine verlängerte Lebensdauer der Weibchen.

Aggregierte Eiablage

Die überwiegende Mehrheit der Pflanzenwespen legt die Eier einzeln und verstreut, meist auf mehrere Futterpflanzen verteilt, ab. Die Larven fressen isoliert, entwickeln sich also solitär. Demgegenüber gibt es zahlreiche Symphyten-Arten aus verschiedenen Familien, welche ihre Eier gezielt in einem größeren oder mehreren kleineren Gelegen deponieren. Ein einziges Blattwespenweibchen legt dabei im Durchschnitt zwischen 50-150 Eier ab, einige Arten auch mehr. Verbreitet ist die aggregierte Eiablage vor allem in den Familien Argidae, Pergidae und Diprionidae; bei den Tenthredinidae speziell in der Subfamilie Nematinae und ferner bei den Gespinstblattwespen der Familien Pamphiliidae und Megalodontidae.

Von den etwa 20 heimischen *Arge*-Arten legt rund ein Drittel die Eier geklumpt ab, darunter die beiden Rosen-Nähfliegen *A. ochropus* und *A. pagana*. Auch etliche nordamerikanische und ostasiatische *Arge*-Arten gehören dem gregären Typus an. Aggregierte Eiablage wurde auch bei mehreren südamerikanischen Arten aus den Gattungen *Dielocerus*, *Pachylota*, *Themos* und *Sericoceros* nachgewiesen (SMITH 1992). Bei den Pergiden der australischen Faunenregion sind geklumpte Eiablagen bei Vertretern mehrerer Gattungen (*Perga*, *Pseudoperga*, *Lophyrotoma*, *Pterygophorus*, *Philomastix*, *Pteryperga*, *Cladomacra*) bekannt; ebenso von einigen Arten der neotropischen Faunenregion aus den Gattungen *Perreyia*, *Haplostegus* und *Szyzygonia* (MACDONALD & OHMART 1993, SMITH 1990). In der Familie der Diprionidae sind mindestens 6 von etwa 20 europäischen Arten gregär, darunter die wichtigen Forstschädlinge *Diprion pini* und *Neodiprion sertifer*; ebenso eine Reihe von nordamerikanischen und ostasiatischen Arten (PSCHORN-WALCHER 1982). In der Großfamilie der Tenthredinidae sind Arten mit aggregierter Eiablage in der artenreichen Unterfamilie der Nematinae zahlreich vertreten, z.B. in der Gattung *Trichiocampus*, *Hemichroa*, *Pristiphora*, *Craesus*, *Nematus*, *Pikonema*; ähnliches gilt für die asiatischen und nearktischen Arten dieser Unterfamilie. Gehäufte Eiablagen sind schließlich auch von einigen Vertretern der Familie Pamphiliidae und Megalodontidae bekannt, z.B. von mehreren *Cephaicia*- und *Acantholyda*-Arten auf Fichten und Kiefern sowie von *Neurotoma*-Arten auf Laubhölzern (PSCHORN-WALCHER 1982). Eigelege in Portionen von jeweils 2-7 Eiern wurden auch von *Megalodontes cephalotes* (=*M. klugii*) auf den Fiederblättern von Laserkraut nachgewiesen (PSCHORN-WALCHER 1990).

Larvenkolonien

Das Ausschlüpfen aggregierter Eigelege erfolgt meist innerhalb kurzer Zeit. Bei *Perga affinis* bohren sich oft nur ein oder zwei Larven durch die Epidermis und die anderen Junglarven benutzen dann dasselbe Schlupfloch (CARNE 1962). Die Junglarven sammeln sich schließlich in unterschiedlichen Fraßgesellschaften.

Argiden- und Pergiden-Larven fressen oft hintereinander aufgereiht am Blattrand (z.B. unsere heimischen *Arge*-Arten) oder in einer Doppelreihe von beiden Blattseiten aus (z.B. *Perga affinis*). Bei der südamerikanischen *Themos olfersii* bewegen sich zwei Larvenreihen am Blattrand aufeinander zu. Wenn die beiden vorderen Larven zusammenstoßen, so machen sie Platz für ihren Hintermann und stellen sich am Ende ihrer Reihen wieder an (DIAS 1975). Gregäre Diprioniden an Kiefern fressen die Nadeln von der Spitze her, wobei sich bis zu acht Erstlarven rund um den Nadelstumpf versammeln; diese Zahl reduziert sich mit zunehmender Larven- und Kopfkapselgröße, bis später nur mehr zwei Altlarven an den gegenüberliegenden Nadelkanten fressen (GHENT 1960). Viele gregäre Nematinen fressen zunächst kleine Löcher in die Blattspreite und sitzen rittlings am Lochrand. Andere Junglarven kommen hinzu und erweitern die Fraßlöcher; die älteren Larvenstadien fressen später hintereinander aufgereiht am Blattrand. Nadelbewohnende Arten (z.B. die große Lärchenblattwespe *Pristiphora erichsonii*) fressen als Junglarven am gleichen Kurztrieb, verteilen sich aber später auf mehrere benachbarte Nadelbüschel (PSCHORN-WALCHER 1982). Einen Sonderfall stellen die Larven von *Trichiocampus grandis* (=*T. viminalis*) dar, die zunächst - rosettenförmig die Köpfe zusammensteckend - einen Schabefraß auf den Pappelblättern beginnen. Die Altlarven fressen dann, in streng paralleler Ordnung auf der Blattspreite sitzend, das Blatt vom Rand her kahl. Gregäre Pamphiliidae und Megalodontidae bauen eng aneinanderliegende Gespinströhren und Gemeinschaftsgespinste. In den älteren Stadien sammelt sich oft der Kot in diesen Gespinsten. Es bilden sich entlang der Zweige herabhängende Kotsäcke, wie z.B. bei der großen Fichten-Gespinstblattwespe *Cephalcia abietis*, einem Dauerschädling vieler Fichtenwälder (PSCHORN-WALCHER 1982).

Manche Symphyten-Arten sind nur in jüngeren Stadien gregär; später zerstreuen sich die Larven und fressen solitär weiter. Dies gilt z.B. für unsere große Zirben-Buschhorn-Blattwespe *Diprion similis*, deren Larven sich spätestens im 3. Stadium vereinzeln, für *Arge humeralis* auf Gift-Sumach in Nordamerika bzw. für *Pterygophorus*-Larven (Pergidae) in Australien. Auch bei vielen permanent kolonialen Arten spalten die Larvenfamilien sich zunehmend in kleinere Gruppen auf. Dies ist z.B. bei den Diprioniden *Gilpinia socia* und *Microdiprion pallipes* der Fall, während die Fraßkolonien von *Diprion pini* und *Neodiprion sertifer* sich nur wenig teilen. Am gleichen Ast fressende Kolonien können auch zusammenwandern, wodurch es bei den letztgenannten Diprioniden, aber auch bei Argiden und Pergiden, zur Bildung von Superkolonien mit mehreren hundert Larven kommen kann.

Im Gegensatz zu solitären Blattflächen-Fressern weisen gregäre Blattrandfresser - ähnlich wie solitäre Blattrandfresser und Blattminierer - hohe Fraßaktivitätsraten auf. Sie fressen Tag und Nacht, nur unterbrochen von kurzen Ruhepausen, und erreichen so tägliche Fraßzeiten von 15-20 Stunden, oft verbunden mit hohen Konsumptions- und Wachstumsraten. Auffallend ist dabei das synchrone Fressen der Koloniemitglieder. Stellt eine Larve bei Störung den Fraß ein, tun die übrigen alsbald dergleichen, und wird später eine Larve wieder aktiv, folgen die anderen umgehend nach, wie langfristige Videoaufnahmen von Arten wie *Nematus ferrugineus* oder *Craesus septentrionalis* gezeigt haben (HEITLAND & PSCHORN-WALCHER 1993). Demgegenüber fressen die Larven von *Perga affinis* nur nachts und sammeln sich tagsüber in Ruhekolonien zunächst am Blatt, später, als Altlarven, in einem großen Knäuel am Stamm. Die Larvalentwicklung erfolgt hier während des australischen Winterhalbjahres und erstreckt sich oft über 6-8 Monate (CARNE 1962). Längere Ruhephasen - vor allem bei ungünstiger Witterung - sind auch von einigen Argiden und Diprioniden bekannt.

Bei der Wanderung vom Fraß- zum Ruheplatz oder von einem kahlgefressenen Baum zum anderen, sowie bei der Abwanderung der Altlarven von *Perga affinis* zur Verpuppung im Boden, übernimmt eine Larve die Führung und die nachfolgenden halten engen physischen Kontakt mit dem Anführer und untereinander, in dem der Vordermann mit der sklerotisierten Abdomenspitze ständig den Kopf des Hintermannes ertastet. Solche Wanderungen im Gänsemarsch sind auch von anderen Pergiden und tropischen Argiden bekannt. Isolierte Larven von *Perga affinis* klopfen regelmäßig auf das Blatt, worauf die Kolonie mit ähnlichen Vibrationen antwortet und so die Einzelgänger wieder Anschluß an ihre Fraßgruppe finden (CARNE 1962). Eine ähnliche Kommunikation durch Vibrationssignale wurde kürzlich bei der Nematine *Hemichroa crocea* festgestellt. Die Larven kratzen mit einem Zähnchenkranz am Abdomenende hörbar über die Blattoberfläche. Diese Substratstridulation erfolgt besonders häufig, wenn Larven ein noch unbefressenes Blatt besiedeln und den Rest der Kolonie zu dieser günstigen Futterquelle locken wollen. Das periodische Kratzen dient dann offenbar dem weiteren Zusammenhalt der Kolonie; seine Frequenz nimmt stark ab, sobald das Erlenblatt weitgehend abgefressen ist und die Larven auf die Suche nach einem frischen Blatt gehen (HOGRAEFE 1984).

Ähnlich wie viele solitäre Arten weisen gregär lebende Symphytenlarven unterschiedliche, häufig jedoch stärker entwickelte und effektivere Verteidigungsmechanismen gegenüber Prädatoren und Parasitoiden auf. In erster Linie sind hier physische Abwehrbewegungen, oft gekoppelt mit der Abgabe von flüssigen oder gasförmigen Abwehrstoffen (Allomonen) durch den Mund oder durch eigene Wehrdrüsen, zu nennen. Die Larven von Kiefern-Buschhorn-Blattwespen erbrechen bei Störung einen Tropfen aus Harz-Terpenoiden, die sie in Divertikeln des Vorderdarms gespeichert haben. Dabei biegen sie Kopf und Vorderkörper ruckartig zurück und stellen oft auch das Abdomenende hoch, nehmen also die typische U- förmige Abwehrhaltung der Diprionidae ein (PROP 1960). Pergidenlarven speichern essentielle *Eucalyptus*-Öle aus der Nahrung, heben ebenfalls den Kopf an und geben einen viskosen Tropfen durch den Mund ab, wenn sie gestört werden. Die Junglarven von *Perga affinis* sammeln sich während ihrer Ruhephasen in einem rosettenförmigen Knäuel auf dem Blatt, die Köpfe alle nach außen gewandt, möglicherweise eine weitere Form von gregären Abwehrverhalten, das als Cycloallexy auch von anderen Insekten beschrieben wurde (JOLIVET et al. 1990).

Hoch entwickelt ist auch das Abwehrverhalten vieler Nematinae, deren Larven ausstülpbare Duftdrüsen zwischen den abdominalen Stummelbeinen aufweisen. Diese Drüsen sind bei manchen gregären Arten auffallend groß (z.B. bei *Craesus septentrionalis*, *Nematus pavidus*, *N. melanaspis*, *Pristiphora erichsonii*, *P. testacea*). Zusätzlich weisen manche Arten eine aposematische Schreckfärbung auf. Die abgegebenen charakteristischen Duftstoffe sind chemisch sehr variabel (Benzaldehyd, oxygenierte Monoterpene, Acetate etc.) und wirken vor allem gegenüber Insekten (Ameisen, Parasitoide) abschreckend. Ihre Wirkung wird durch die Nematinen-typische Schreckstellung irritierter Larven verstärkt, die synchron das Abdomen S-förmig hochrecken und damit schnippende Abwehrbewegungen ausführen (BOEVÉ & PASTEELS 1985). Ähnliche Schreck- und Abwehrreaktionen sind auch von verschiedenen Argiden, z.B. von unseren gregären *Arge*-Arten bekannt. Sie besitzen ebenfalls abdominale Drüsen, die aber, im Gegensatz zu den Nematinen, nicht ausstülpbar sind. Auch von Pergiden ist ein ähnliches Verhalten (z.B. bei *Haplostegus*) beschrieben worden (CODELLA & RAFFA 1993).

Aggregierte Kokons

Nach Abschluß der Larvenentwicklung zerstreuen sich die Fraßkolonien gregärer Blattwespen und die Larven wandern meist einzeln ab, um sich geeignete Plätze für das Einspinnen in einem Kokon und die Verpuppung zu suchen. Bei mehreren exotischen Argiden und Pergiden

wandern die Altlarven gemeinschaftlich ab und bleiben beim Einspinnen zusammen, um ihre Kokons eng aneinanderliegend in einem unregelmäßigen Knäuel oder nach einem regelmäßigen Wabenmuster anzufertigen (siehe Abb. 35 bei SCHEDL 1991).

Am besten untersucht ist die aggregierte Kokonbildung von *Dielocerus formosus* und *D. diasi* auf dem Stamm und größeren Ästen ihrer Futterpflanzen (CURTIS 1844, DIAS 1976). Nach Anfertigung einer harten, gemeinsamen Außenhülle und einer darunterliegenden Schwammschicht werden die Einzelkokons bienenwabenartig aneinanderstoßend gesponnen. Ein solches rund-ovales Knäuel von 5-20 cm Ausdehnung kann bis zu 500 Kokons, also die Nachkommen von mehreren Weibchen, beherbergen. Die Imagines von *D. diasi* schlüpfen nach 3-4 Wochen (innerhalb weniger Tage), doch können die Kokons auch 2-3 Jahre in Diapause überliegen. Ein ähnliches Verpuppungsnest wurde bei *Digelasinus diversipes* gefunden; Klumpen von Gemeinschaftskokons, jedoch ohne Außenhülle, sind von *Sericoceros krugii* und von *Pachylota audouinii* beschrieben worden (SMITH 1992).

Bei *Perga affinis* wandern die Altlarven eines *Eucalyptus*-Baumes oft in Form eines riesigen Heerwurms in den Boden ab. Dort werden zylindrische Gemeinschaftskokons gesponnen, die durch den Druck des Erdreichs eine hexagonale Form annehmen und so einer Bienenwabe gleichen. Ähnlich wie bei *D. diasi* können auch die Eonymphen von *P. affinis* bis zu 3 Jahre im Kokon überliegen (CARNE 1962). Auch bei einer südamerikanischen, nicht näher bestimmten Pergiden-Art wurde ein geschlossen über den Boden kriechendes Knäuel von Altlarven beobachtet (SMITH 1990).

Brut-Vorsorge und -Fürsorge

Praktisch alle Pflanzenwespen - ob solitär oder gregär - sorgen für ihre Brut auf mehrfache Weise vor. Erstens legen die Weibchen in der Regel nur auf die richtigen Pflanzen ab, d.h. auf solche, an denen sich die Larven erfolgreich entwickeln können. Dies ist bei Symphyten besonders wichtig, da etwa 70% der europäischen Arten monophag, als Nahrungsquelle also auf eine einzige Pflanzengattung spezialisiert sind. Bei manchen Gruppen (z.B. Diprionidae, Argidae, Nematinae) liegt der Anteil monophager Arten noch deutlich höher (HEITLAND & PSCHORN-WALCHER 1993). Bisher ist nur ein Ausnahmefall bekannt (*Macrophya apicalis* in Japan: Eiablage an *Galium*, Fraß an *Sambucus*) (OKUTANI 1956). Zweitens suchen die Weibchen meist Standorte und Eiablageplätze mit entsprechendem Mikroklima, um den Nachkommen günstige Umweltbedingungen zu bieten. Drittens werden die Eier der Blattwespen - worauf der englische Name sawflies (Sägewespen) hinweist - in der Regel in einen Schlitz oder eine Tasche im Pflanzengewebe eingeschoben und so im Blatt, seltener in einer Knospe, im Trieb, Stengel oder Holz versenkt, wo sie vom Austrocknen geschützt sind. Einige Nematinen und Gespinstblattwespen mit reduzierten Legesägen legen ihre Eier nur oberflächlich (bei gregären Arten meist plattenförmig) auf Blätter oder Nadeln ab.

Manche Arten präparieren vorher den Ort der Eiablage, um diese zu erleichtern und/oder um den Embryonen bessere Entwicklungsmöglichkeiten zu bieten. So schaben die Weibchen einiger Pergiden zunächst die oberflächliche Wachsschicht der *Eucalyptus*-Blätter großflächig ab, bevor sie ihr kompaktes Eigelege im Blatt versenken (CARNE 1962). Die Weibchen mancher Diprioniden schneiden die Kiefernnadeln basal an, um deren Harzkanäle zu inaktivieren. Die Eier werden dann in einer Reihe distal von diesen „pre-slits" abgelegt. Solche Nadelmanipulationen wurden in den USA vor allem bei einer im Frühjahr und Sommer aktiven *Neodiprion*-Art beobachtet, wenn der Harzfluß besonders stark war, selten hingegen bei einer Art, die erst im Herbst ablegte und deren überwinternde Eier kaum darunter zu leiden hatten (MCCULLOUGH & WAGNER 1993). Ebenso ist von einigen Halmwespen bekannt, daß die Weibchen vor der Eiablage eine Serie von tiefen Einschnitten in den Zweig ausführen, bevor sie den zentralen Eischlitz schneiden (z.B. *Syrista parreyssii* an Damaszener-Rosen) (SCHEIBELREITER 1973). Auch hier dürften ähnliche Motive im Spiel sein.

In der Regel kümmern sich die Weibchen der Pflanzenwespen nicht weiter um ihre Eigelege, sondern sterben bald nach der Eiablage ab. Bei einigen gregären südamerikanisch-karibischen Argiden sowie bei etlichen Pergiden aus Australien und Brasilien, und neuerdings bei einer mitteleuropäischen Nematinen-Art und einer japanischen *Cephalcia*-Art, wurden jedoch langlebige Weibchen beobachtet, die beim aggregierten Gelege verbleiben, um die Eier zu bewachen und zu verteidigen. In manchen Fällen wird diese echte Brutfürsorge noch auf die Junglarven, seltener auf ältere Stadien, ausgedehnt, so daß Familiengemeinschaften entstehen, in denen die Mütter längere Zeit mit ihren Nachkommen zusammenleben.

Ein solches präsoziales Verhalten wurde schon 1844 durch CURTIS in Brasilien bei der Argide *Dielocerus formosus* beschrieben und in neuerer Zeit ebendort an den verwandten Arten *D. diasii* und *Themos olfersii* näher untersucht (DIAS 1975, 1976). Erstere Art legt ihre Eier in einem oder mehreren Gelegen auf die Fiedern eines Blattes ab und bezieht dann am Blattstiel oder Blattgrund strategisch Stellung (siehe Abb. 42 bei SCHEDL 1991), um durch lautes Summen oder Angriffsdrohungen Feinden, aber auch konspezifischen Weibchen, den Zugang zu den Gelegen zu blockieren. *T. olfersii*-Weibchen bleiben - nach Bruthennenart - direkt über ihrem einzigen Gelege sitzen und führen bei Störungen oder Annäherung von Feinden ebenfalls verschiedene Abwehrbewegungen aus. Bei beiden Arten leben die Weibchen nach der Eiablage noch etwa 3-4 Wochen, so daß sie oft auch noch die am Blattrand fressende Junglarven-Kolonie bewachen können. Bei *T. olfersii* wurde auch mehrfach beobachtet, wie die Weibchen mit ihren Nachkommen auf ein frisches Blatt umsiedelten. Nur wenige der durch eine Warnfärbung als ungenießbar gekennzeichneten Weibchen wurden während der Brutzeit geräubert, und auch die Mortalität der bewachten Eier war mit etwa 7% gering. Ähnliche Brutfürsorgemaßnahmen sind auch von anderen neotropischen Argiden (*Sericoceros krugii*, *Digelasinus diversipes* und *Pachylota audouinii*) bekannt (SMITH 1992).

Bei den Pergiden wurden vor allem zwei *Philomastix*-Arten näher untersucht, die in Australien an *Rubus* fressen. Ihr Verhalten gleicht weitgehend jenem der eben besprochenen Argiden (MACDONALD & OHMART 1993). Eine Bewachung der Eigelege ist auch bei *Pteroperga galla*, *Pseudoperga* sp., sowie bei den flügellosen Weibchen zweier detritophager *Cladomacra*-Arten nachgewiesen. Bei *C. taoi* beteiligen sich möglicherweise sogar die geflügelten Männchen an der Bewachung der unter morscher Rinde abgelegten Eier (SHINOHARA 1986). Ferner ist bei einer südamerikanischen Pergiden-Art (*Szyzygonia cyanocephala*) Brutfürsorge beobachtet worden (SMITH 1990).

Erstmalig konnte auch bei einer Nematinen-Art, deren Larven in den österreichischen Alpen gesellig auf Lärchen fressen, ein analoges Verhalten beobachtet werden. Die Weibchen von *Pikonema itoi* (auch unter *Pachynematus itoi* geführt) blieben bis zum Schlüpfen der Larven auf dem Kurztriebbüschel sitzen, in dessen Nadeln sie etwa 50-60 Eier abgelegt hatten. Wurde ein Weibchen vom Ast geschüttelt, so kletterte es im Zuchtkäfig umgehend wieder zum Gelege zurück. In der Obersteiermark haben wir einmal im Freiland ein Weibchen mit abgespreizten Flügeln über den Eiern sitzend angetroffen (PSCHORN-WALCHER & ZINNERT 1971). Auch für die japanische Fichten-Gespinstblattwespe *Cephalcia isshikii* sind nunmehr ältere Angaben über eine Bewachung der Eigelege durch die Weibchen bestätigt worden. Somit gehören auch die Pamphiliidae zum Kreis jener Pflanzenwespen-Familien, bei denen eine echte Brutpflege nachgewiesen ist (MAETO & YOSHIDA 1988, KUDÓ, MAETÔ & OZAKI 1992).

Vor- und Nachteile gregärer Entwicklung

Die Entwicklung präsozialer Verhaltensweisen bei mindestens sechs der 14 rezenten Blattwespenfamilien spricht dafür, daß das Leben im Geschwister- oder Familienverband Selektionsvorteile gegenüber solitärer Entwicklung haben muß, welche die Nachteile eines Zusammenlebens „in der Masse“ mindestens aufwiegen. Solche Vorteile ergeben sich: (1) aus physiologischen Gründen, (2) aus den sogenannten Gruppeneffekten (soziale Stimulation und Koopera-

tion), (3) aus einer größeren Risikostreuung sowie (4) einer besseren Feindabwehr im Larven-Verband, teilweise unter Mithilfe der Mutter.

Gregäres Fraßverhalten beschleunigt bei zahlreichen Insektenarten (Heuschrecken, Wanzen, Schmetterlinge) die larvale Entwicklung. Durch gegenseitige Stimulation kommt es zum synchronisierten, permanenten Fraß der einzelnen Koloniemitglieder und so zu hohen Konsumptions- und Wachstumsraten, wie HEITLAND & PSCHORN-WALCHER (1993) auch für mehrere Blattwespenarten zeigen konnten. Eine besonders krasse Wachstumsbeeinflussungen trat bei den Larven der Ebereschen-Blattwespe *Pristiphora geniculata* zu Tage. Experimentell vereinzelte Junglarven wuchsen kaum weiter, häuteten sich aber ein- bis zweimal, so daß sie zwar große Köpfe, aber nur einen winzigen Körper aufwiesen. Sie starben nach spätestens 19 Tagen im 3. Stadium ab, während zur gleichen Zeit gregäre Larven bereits zum Kokonspinnen abwanderten (EICHHORN & PSCHORN-WALCHER 1978). An der beschleunigten Entwicklung gesellig fressender Larven könnte auch eine bessere Thermoregulation (geringerer Wärmeverlust in der Aggregation) beteiligt sein, wie Messungen an *Perga affinis* ergeben haben (SEYMOUR 1974).

Das Ausschlüpfen der Junglarven von *Perga affinis* durch ein gemeinsames Ausbohrloch sowie das kooperative Einbohren der Altlarven zur Verpuppung im Boden wirken sich ebenfalls vorteilhaft aus. Freilandbeobachtungen haben gezeigt, daß Eigelege mit weniger als 10 Eiern nur eine Überlebensrate von 34% aufwiesen, im Gegensatz zu 57% in solchen mit mehr als 30 Eiern. Ähnliches galt für das Eindringen in den Boden (14.7% erfolgreich in Gruppen unter 30 Larven, hingegen 91.3% in solchen über 450 Larven), sowie für das Überleben der Larven in Abhängigkeit von der Koloniegröße. Bei 6 kleinen Einzelkolonien (13-48 Larven) waren nach 15 Wochen Fraßzeit noch 41.8% der Individuen am Leben; in 6 großen Superkolonien (75-275 Larven) überlebten aber 83.6% (CARNE 1969). Demgegenüber konnte ADACHI (1981) in Japan bei der gregären Rosenblattwespe *Arge nigrinodosa* keine Abhängigkeit der Mortalität von der Koloniegröße nachweisen; ebenso keine längere Entwicklungsdauer von isoliert aufgezogenen Larven.

Ausführliche Studien zu diesem Themenkomplex liegen von Diprioniden vor. Eigene Freiland-Untersuchungen (PSCHORN-WALCHER & EICHHORN 1973) an 89 Ausgangsgelegen von *Neodiprion sertifer* ergaben, daß die Überlebensrate in großen Fraßkolonien (mehr als 60 Larven) mit 58.2% deutlich höher war, als in mittleren (35-45%) und besonders kleinen Fraßgruppen (weniger als 10 Larven), in denen nur 24% die Larvalentwicklung erfolgreich abschlossen. Kleine Kolonien starben oft vollständig ab. Die Ergebnisse decken sich gut mit jenen von LYONS (1962), der in Kanada bei großen Kolonien von *Neodiprion swainei* eine Überlebensrate von 61-67% ermittelte, hingegen nur von 37% in Kolonien unter 20 Larven. Ein ähnlicher Trend zeigte sich in den Laborversuchen von GHENT (1960) an *Neodiprion pratti banksianae* in Kanada bzw. von NAKAMURA (1980a,b) an japanischen *Neodiprion sertifer*, in denen die Larven einzeln oder in kleinen bis mittleren Gruppen aufgezogen wurden. NAKAMURA fand zudem eine um etwa 20% verlängerte Entwicklungszeit bei solitär gehaltenen Larven, während GHENT keine solche Wachstumsverzögerung nachweisen konnte. Demgegenüber konnten KNERER & KÄLIN (1977) bei Experimenten mit *Neodiprion pratti* keinen positiven Gruppeneffekt erzielen, wohl aber eine um 30% längere Entwicklungsdauer bei isolierten Larven. Hingegen war bei *Neodiprion lecontei* die Mortalität in Fraßgruppen mit 10 Larven deutlich geringer, als in solchen mit nur 1-4 Individuen, während die Wachstumraten nicht verschieden waren.

Die erhöhte Sterblichkeit - vor allem der Junglarven - in individuenarmen Larvenfamilien wurde von GHENT (1960) darauf zurückgeführt, daß nur wenige frisch geschlüpfte Diprioniden-Larven in der Lage wären, die harten Kiefernnadeln anzubeissen und so Fraßnischen für ihre schwächeren Geschwister zu eröffnen. In individuenreicheren Kolonien wären demnach rein statistisch eine größere Zahl kräftiger Erstlarven und damit auch höhere Überlebenschancen zu erwarten. Eine ähnliche Erklärung wurde für das gemeinsame Einbohren verpuppungsreifer Larven von *Perga affinis* in Erwägung gezogen (CARNE 1966), doch blieb

diese Hypothese einer sozialen Hilfestellung nicht unbestritten. Weitere Untersuchungen wären erwünscht, wofür sich z.B. das schon beschriebene Fraßverhalten der Junglarven mancher Nematinae anbieten würde.

Das Leben in der Gruppe hat ferner den Vorteil, daß es die „per capita“ Wahrscheinlichkeit, einem Räuber zum Opfer zu fallen, verringert, also durch eine größere Streuung des Risikos die Gefahr für das einzelne Individuum vermindert. So werden in großen Eigelegen oft nur die randlichen Eier von Eiparasiten befallen oder in individuenreichen Larvenkolonien nur die an der Peripherie fressenden Larven von Prädatoren erbeutet, wie dies TOSTOWARYK (1971) bei Raubwanzen von Diprioniden beobachtet hat. Andererseits sollten größere Wirtsaggregationen leichter von Räubern und Parasiten entdeckt werden. Im Gegensatz zu den Befunden von LYONS (1962) an den Eigelegen von *Neodiprion swainei*, konnten umfangreiche eigene Untersuchungen an 371 Gelegen von *Neodiprion sertifer* diese Annahme nicht bestätigen. Kleinere Gelege wurden ebenso häufig von Eiparasiten befallen, wie größere (PSCHORN-WALCHER & EICHHORN 1973), aber der Prozentsatz parasitierter Eier war in kleinen Gelegen in allen drei Untersuchungsjahren erheblich höher (um 75-85%, gegenüber 30-60% in großen Gelegen). Dies hing damit zusammen, daß die Erzwespen die Tendenz aufwiesen, nahezu alle Eier einer Reihe (meist 5-10 Eier pro Nadel) anzustechen, wenn sie eine belegte Nadel gefunden hatten (Eiparasitierung je Nadel im Mittel um 90%) und dann in der unmittelbaren Nachbarschaft nach weiteren Einadeln zu suchen. Dabei wurden in großen Gelegen belegte Nadeln von den Parasiten oft übersehen. Inwieweit also koloniebildende, auffälligere Blattwespenarten stärker gegenüber natürlichen Feinden exponiert sind, sollte in jedem Einzelfall abgeklärt werden.

Larvenkolonien sollten, im Vergleich zu solitär fressenden Individuen, auch durch die potenzierte Wirkung ihrer Abwehrsignale besser vor Feinden geschützt sein, z.B. Arten mit aposematisch gefärbten Larven, deren Schreckwirkung in der Masse stärker zur Geltung kommen sollte. Gleiches wäre für die beschriebenen, synchronisierten Abwehrbewegungen verschiedener Nematinen und Argiden anzunehmen. Gregäre Pergiden-, Diprioniden-, oder Nematinen-Larven können zudem erheblich größere Mengen an Schreck- und Abwehrstoffen produzieren als Einzellarven, doch liegen bisher zur Verifizierung dieser Annahmen nur unzureichende Untersuchungen vor (CODELLA & RAFFA 1993). Dies gilt auch für die positiven Auswirkungen der fürsorglichen Bewachung der Eier und Junglarven durch das Weibchen auf die Überlebenschancen der Nachkommenschaft, die bisher nur in einem Fall (bei *Themos olfersii*; DIAS 1975) wahrscheinlich gemacht werden konnten.

Demgegenüber stehen aber auch einige Nachteile, die mit der gregären Entwicklung verbunden sind. Neben der schon erwähnten größeren Auffälligkeit von Ei-, Larven-, und Kokon-Aggregationen und der damit verbundenen erhöhten Gefahr der Anlockung von natürlichen Feinden ist hier in erster Linie die viel höhere Infektions- und Übertragungsgefahr von Krankheiten zu nennen. Bei den Pflanzenwespen handelt es sich dabei hauptsächlich um Virus-Seuchen, wie sie vor allem von einigen solitären und gregären Diprioniden, aber auch von Nematinen etc. bekannt sind. Ihre Übertragung ist dichteabhängig, d.h. die Infektionsrate steigt mit der Größe der Larven-Aggregationen stark an und kann dann, beispielsweise bei *Neodiprion sertifer*, zum Massensterben zahlreicher Kolonien und zum beschleunigten Zusammenbruch einer Massenvermehrung führen (PSCHORN-WALCHER 1982).

Zusammenfassung

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Pflanzenwespen auf dem Weg zu einem echten Sozialverhalten höchstens zwei kleine Schritte vorangekommen sind. Die meisten präsozialen Arten sind auf dem Frühstadium der Bildung von Aggregationen stehen geblieben. Es handelt sich hier in der Regel um Geschwisterverbände von Larven, die aus geklumpten Eigelegen hervorgehen, nach derem Schlüpfen die Larven mehr oder minder lange zusammenbleiben, um gemeinschaftlich zu fressen. Solche gregäre Fraßkolonien bildende Arten sind bisher bei 6 der 14 rezenten Pflanzenwespen-Familien (Argidae, Pergidae, Diprionidae, Tenthredinidae, speziell Nematinae, Pamphiliidae und Megalodontidae) bekannt. Bei einigen südamerikanischen Argiden und

Pergiden sind auch gemeinsame Ruheverbände bzw. koordinierte Wanderungen von einer Futterpflanze zur anderen oder zum gemeinsamen Einspinnort beschrieben worden. Im letzteren Falle kommt es dann zur Bildung großer, wabenartiger Aggregationen von Kokons, mit oder ohne einer gemeinschaftlichen „Nesthülle".

Bei einigen exotischen Argiden und Pergiden, bei *Cephalcia isshikii* in Japan und bei der in den österreichischen Alpen auf Lärchen lebenden Nematine *Pikonema itoi*, wurde im Gefolge der gregären Entwicklung eine wochenlange Bewachung und Verteidigung der Eigelege durch die langlebigen Weibchen beobachtet. In Einzelfällen kann diese Betreuung auch auf die Junglarven ausgedehnt werden, so daß hier erste Ansätze zu einer lockeren, subsozialen Bindung zwischen Eltern und Nachkommen gegeben sind. Ob ein solches Brutfürsorge-Verhalten bei Symphyten weiter verbreitet ist, können nur langfristige Beobachtungen an weiteren gegären Arten zeigen.

Literatur

ADACHI I. (1981): Comparison of the effects of larval aggregation between gregarious and solitary species of sawflies, *Arge nigrinodosa* MOTSCH. and *Arge nipponensis* ROHW. (Hymenoptera, Argidae). — Appl. Ent. Zool. Tokyo **16**: 477-486.

BOEVÉ J.L. & J.M. PASTEELS (1985): Mode of defense in Nematine sawfly larvae. Efficiency against ants and birds. — Journ. chem. Ecol. **11**: 1019-1036.

CARNE P.B. (1962): The characteristics and behaviour of the sawfly *Perga affinis* (Hymenoptera). — Austral. Journ. Zool. **10**: 1-34.

CARNE P.B. (1966): Primitive forms of social behaviour, and their significance in the ecology of gregarious insects. — Proc. ecol. Soc. Austral. **1**: 75-78.

CARNE P.B. (1969): On the population dynamics of the *Eucalyptus*-defoliating sawfly *Perga affinis* KIRBY (Hymenoptera). — Austral. Journ. Zool. **17**: 113-141.

CODELLA S.G. & K.F. RAFFA (1993): Defensive strategies of folivorous sawflies. In: WAGNER M.R. & K.F. RAFFA (Ed.), Sawfly life history adaptations to woody plants, Academic Press, 261-294.

CURTIS J. (1844): Description of the nest of two Hymenopterous insects inhabiting Brazil, and of the species by which they were constructed. — Trans. Linn. Soc. Lond. **19**: 249-259.

DIAS de SOUZA B.F. (1975): Comportamento pre-social de Sinfitas do Brazil Central. I. *Themos olfersii* (KLUG) (Hym. Argidae). — Studia Ent. Brasil. **18**: 401-432.

DIAS de SOUZA B.F. (1976): Comportamento pre-social de Sinfitas do Brasil Central. II. *Dielocerus diasi* SMITH (Hym. Argidae). — Studia Ent. Brasil. **19**: 461-501.

EICHHORN O. & H. PSCHORN-WALCHER (1978): Biologie und Parasiten der Ebereschen-Blattwespe, *Pristiphora geniculata* HTG. (Hym., Tenthredinidae). — Z. angew. Ent. **85**: 154-167.

EICKWORT G.C. (1981): Presocial insects: In: Social Insects II., Academic Press, 199-280.

GHENT A.W. (1960): A study of the group feeding behaviour of larvae of the jack pine sawfly *Neodiprion pratti banksianae* ROHW. — Behaviour **16**: 110-148.

HEITLAND W. & H. PSCHORN-WALCHER (1993): Feeding strategies of sawflies. In: WAGNER M.R. & K.F. RAFFA (Ed.), Sawfly life history adaptations to woody plants. Academic Press, 93-118.

HOGRAEFE T. (1984): Substratstridulation bei den kolonie-bildenden Blattwespenlarven von *Hemichroa crocea* (GEOFFR.) (Hym., Tenthredinidae). — Zool. Anz. **213**: 234-241.

JOLIVET P., VASCONCELLOS-NETO J. & P. WEINSTEIN (1990): Cycloallexy: A new concept in the defense of insects. — Insecta Mundi **4**: 133-142.

KNERER G. & M. KÄLIN (1977): Group and mass effects in Diprionid sawflies. — Nature **267**: 427-429.

KUDÓ S., MAETÔ K. & K. OZAKI (1992): Maternal care in the red-headed spruce web-spinning sawfly, *Cephalcia isshikii* (Hym., Pamphiliidae). — Journ. Ins. Behav. **5**: 783-795.

LYONS L.A. (1962): The effect of aggregation on egg and larval survival in *Neodiprion swainei* MIDD. (Hym.,Diprionidae). — Canad. Ent. **94**: 49-58.

MACDONALD J. & C.P. OHMART (1993): Life history strategies of Australian Pergid sawflies and their interactions with host plants. In: WAGNER M.R. & K.F. RAFFA (Ed.), Sawfly life history adaptations to woody plants. Academic Press, 485-502.

MAETÔ K & N. YOSHIDA (1988): Characteristics of the oviposition of the red-headed spruce web-spinning sawfly, *Cephalcia isshikii* TAKEUCHI (Hymenoptera: Pamphiliidae). — Applied Entomology and Zoology **23**(3) 1988: 361-362.

MCCULLOUGH D.G. & M.R. WAGNER (1993): Defusing host defenses: Ovipositional adaptations of sawflies to plant resins. In: WAGNER M.R. & K.F. RAFFA (Ed.), Sawfly life history adaptations to woody plants. Academic Press, 157-172.

NAKAMURA H. (1980a): Larval aggregation in the European pine sawfly, *Neodiprion sertifer* — Bull. Joto Gakuen Wom. Jun. Coll. Japan **10**: 73-87.

NAKAMURA H. (1980b): Ecological studies on the European pine sawfly, *Neodiprion sertifer* (GEOFFR.) (Hym., Diprionidae). I. The effect of larval aggregation and its form. — Jap. J. appl. Ent. Zool. **24**: 127-144.

OKUTANI T. (1956): Some records on the food-plants for Japanese sawflies, with a note on an egg-laying habit of *Macrophya apicalis*. — Sci. Rep. Hyogo Univ. Agr. **2**: 1-2.

PROP N. (1960): Protection against birds and parasites in some species of Tenthredinid larvae. — Arch. neerl. Zool., Leiden **13**: 380-447.

PSCHORN-WALCHER H. (1982): Unterordnung Symphyta, Pflanzenwespen. In: SCHWENKE W. (Ed.), Die Forstschädlinge Europas. Parey **4**: 4-234.

PSCHORN-WALCHER H. (1990): A brief note on the biology and larvae of *Megalodontes klugii* LEACH (Hym., Megalodontidae). — Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **63**: 303-307.

PSCHORN-WALCHER H. & O. EICHHORN (1973): Studien über die Biologie und Ökologie der Eiparasiten (Hym., Chalcidoidea) der Kiefernblattwespe *Neodiprion sertifer* GEOFFR. (Hym., Diprionidae). — Z. angew. Ent. **74**: 286-318.

PSCHORN-WALCHER H. & K.D. ZINNERT (1971): Zur Larvalsystematik, Verbreitung und Ökologie der europäischen Lärchenblattwespen. — Z. angew. Ent. **68**: 345-366.

SCHEDL W. (1991): Hymenoptera: Unterordnung Symphyta, Pflanzenwespen. In: KÜKENTHAL W. (Ed.), Handbuch der Zoologie **4**, de Gruyter, 122 pp.

SCHEIBELREITER G. (1973): Die Tenthrediniden der Rose (*Rosa* spp.). — Z. angew. Ent. **72**: 225-259.

SEYMOUR R.S. (1974): Convective and evaporate cooling in sawfly larvae. — J. Ins. Physiol. **20**: 2447-2457.

SHINOHARA A. (1986): A new apterous sawfly from Sulawesi, Indonesia (Hym., Pergidae), and the pleural origin of the ventral region of the sawfly metathorax. — Syst. Ent. **11**: 247-253.

SMITH D.R. (1990): A synopsis of the sawflies (Hym, Symphyta) of America south of the United States: Pergidae. — Revta bras. Ent. **34**: 7-200.

SMITH D.R. (1992): A synopsis of the sawflies (Hym., Symphyta) of America south of the United States: Argidae. — Mem. Amer. Ent. Soc. **39**: 201 pp.

TOSTOWARYK W. (1971): Relationship between parasitism and predation of Diprionid sawflies. — Ann. Ent. Soc. America **64**: 1424-1427.

WILSON E.O. (1971): The insect societies. Harvard Univ. Press.

Anschrift des Verfassers: Univ. Prof. Dr. Hubert PSCHORN-WALCHER
Neues Rathaus
A-3040 Neulengbach